

ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE COLORACIÓN EN BÓVIDOS (RUMINANTIA, ARTIODACTYLA): APLICACIONES EN LA PALEORRECONSTRUCCIÓN DE TETHYTRAGUS AZANZA & MORALES, 1994.

Colour pattern analysis in bovids (Ruminantia, Artiodactyla): applications in the paleoreconstruction of *Tethytragus* Azanza & Morales, 1994.

Sergio Pérez González¹, Juan López Cantalapiedra², Gema María Alcalde² & Manuel Hernández Fernández^{1,3}

¹Dpt. Paleontología Fac. C.C. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/Jose Antonio Novais 2, 28040 Madrid, España. E-mail: greywolf_taxonomy@yahoo.es

²Dpt. Paleobiología Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ Pinar, 25 28006 Madrid, España.

³U.E.I. Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/Jose Antonio Novais 2, 28040 Madrid, España.

ABSTRACT

This work offers a tentative interpretation of the possible coat colour pattern of the Miocene bovid genus *Tethytragus*. The method used includes a maximum likelihood reconstruction analysis of data collected from all the 55 species of extant ruminants pertaining to the monophyletic group including the subfamilies Aepycerotinae, Alcelaphinae, Hippotraginae, Pantholopinae y Caprinae. We inferred three different options of colour patterns, corresponding to the basal nodes of the phylogeny of such a group. All of these options share a series of common characteristics: neutral coloured body, white rump patches and possibly darker limbs and tail, as well as a white belly. The only apparent facial marks are white lips and possibly a dark nasal region.

Keywords: Bovidae, colour patterns, maximum likelihood method, Miocene, paleoreconstruction, phylogeny.

RESUMEN

Este trabajo ofrece una interpretación tentativa del posible patrón de coloración del género de bóvido del Mioceno *Tethytragus*. El método empleado incluye reconstrucción mediante análisis de máxima probabilidad de datos obtenidos a partir de las 55 especies existentes actualmente pertenecientes a las subfamilias Aepycerotinae, Alcelaphinae, Hippotraginae, Pantholopinae y Caprinae. Inferimos tres patrones de coloración alternativos, correspondientes a los nodos basales de la filogenia de dicho grupo. Todas estas alternativas comparten una serie de características comunes: cuerpo de color neutro, grupa con marcas

blancas y probablemente patas y cola oscuras, así como abdomen blanco. Las únicas marcas facial aparentes son labios blancos y posiblemente una región nasal oscura.

Palabras clave. Bovidae, patrones de coloración, análisis de máxima probabilidad, filogenia, Mioceno, paleorreconstrucción.

INTRODUCCIÓN

La coloración en los mamíferos suele responder a factores fisiológicos, etológicos y ambientales, tales como las cantidades de pigmento acumuladas en el pelaje y la piel, necesidades de comunicación inter e intraespecífica, camuflaje, temperatura, exposición al sol, cobertura vegetal y otros muchos (Cloudsley-Thompson, 1999; Caro, 2005). Todo ello hace que, en conjunto, sea un carácter difícil de analizar. Sin embargo, se han llevado a cabo algunos estudios en diversos grupos de mamíferos actuales como pueden ser carnívoros (Ortolani, 1999), lagomorfos (Stoner *et al.*, 2003a), roedores (Lai *et al.*, 2008), artiodáctilos (Caro *et al.*, 2004; Stoner *et al.*, 2003b), así como en aves (Bakker & Parker, 1979). En estos estudios resulta aparente la existencia de cierta relación entre la coloración y el hábitat además de semejanzas en patrones de especies filogenéticamente próximas (Ortolani, 1999; Stoner *et al.*, 2003b). Existe también una relación con las condiciones climáticas, como la regla de Gloger (Stoner *et al.*, 2003b; Lai *et al.*, 2008), que estipula que las especies de latitudes tropicales suelen tener una coloración más oscura que sus parientes de latitudes templadas. No obstante, en la mayoría de los trabajos realizados se muestra que las relaciones entre coloración y clima o ambiente suelen ser estadísticamente poco significativas, nuevamente, a causa de la gran cantidad de factores que influyen en los patrones de coloración, entre ellos el peso de la inercia filogenética.

En este trabajo planteamos la reconstrucción de la coloración de un animal extinto mediante el trazado de caracteres sobre una filogenia que lo relaciona con especies actuales. Esta metodología permite reconstruir los estados ancestrales de caracteres que no fosilizan, tales como caracteres fisiológicos (secuencias de aminoácidos y nucleótidos, coloración...) o de comportamiento social, partiendo de la información disponible para especies actuales y de la información filogenética de dichas especies (Sillen-Tullberg, 1988; Mooers &

Schluter, 1999; Ortolani, 1999; Stoner *et al.*, 2003b; Mank & Avise, 2006; Dalerum, 2007).

Durante muchos años el método más empleado para la reconstrucción de estados de caracteres ancestrales mediante inferencia filogenética fue el de máxima parsimonia (Maddison & Maddison, 1989). La máxima parsimonia asume el menor número de cambios en el carácter para explicar la distribución de los estados de dicho carácter en las especies que observamos en los extremos de la filogenia. Una de las debilidades de este planteamiento radica en su excesiva simplicidad; resulta un algoritmo demasiado alejado de la realidad porque no tiene en cuenta la duración de cada rama de la filogenia, no permite más de un cambio por rama y asume que las probabilidades de cambio entre los estados del carácter son iguales. Más recientemente, la aplicación de los algoritmos de Markov a este campo permitió realizar reconstrucciones siguiendo modelos de máxima probabilidad en los que las tasas y probabilidades de cambio en un punto del árbol sólo dependen del estado del carácter en ese punto, y no de estados anteriores o estados en otras partes del árbol (Pagel 1994, 1997). Este modelo sí tiene en cuenta la duración de las ramas así como diferentes tasas de cambio entre estados, además de permitir al carácter cambiar varias veces en una misma rama. Por tanto, es este último método de máxima probabilidad el que hemos empleado para nuestra reconstrucción.

Como sujeto de prueba para un análisis preliminar de estas características se escogió a un género de antílope del Mioceno de Eurasia, *Tethytragus*, un rumiante de la familia Bovidae, grupo para el cual tanto sus relaciones filogenéticas como sus variables ecológicas han sido muy estudiadas. Este antílope del Mioceno de Eurasia constituye uno de los taxones más representativos de las faunas de ruminantes del Mioceno medio del oeste de Eurasia. Su distribución geográfica es conocida en la región noroccidental del mar de Tethys, entre las

penínsulas Ibérica y Anatólica, durante el Mioceno medio (Azanza & Morales, 1994; Geraads *et al.*, 1995; Sánchez, 2000; Badiola *et al.*, 2001; Kaya *et al.*, 2001; Geraads, 2003), citándose también aunque con reservas en el Mioceno superior de Turquía (Gentry, 2003; Bibi & Güleç, 2008), lo que sugiere que al menos una rama del clado alcanzaría las etapas más tardías del Mioceno superior. Especies de este género han sido consideradas como de carácter generalista (Köhler, 1993) y su rango ambiental inferido en la Península Ibérica incluye sabanas, bosques tropicales secos y laurisilvas (Hernández Fernández *et al.*, 2003). La posición filogenética de *Tethyragus* resulta controvertida (Azanza & Morales, 1994), pero hay algunos autores que lo sitúan en torno a la base del grupo monofilético constituido por las subfamilias Aepycerotinae, Alcelaphinae, Hippotraginae, Pantholopinae y Caprinae (Gentry, 2000; Bibi & Güleç, 2008).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recogieron datos correspondientes a la coloración de 55 especies actuales de Bovidae, pertenecientes a las subfamilias Aepycerotinae, Alcelaphinae, Hippotraginae, Pantholopinae y Caprinae, siguiendo la clasificación taxonómica de Grubb (1993, 2001).

La valoración de los patrones cromáticos en los animales y la posterior toma de datos son mecanismos con cierto grado de subjetividad, si bien esto ha tratado de minimizarse utilizando la mayor cantidad de información disponible para cada especie, y limitando la toma de datos a ejemplares representativos de las mismas. Por ello, la metodología empleada para la toma de datos se basó en el método empleado por Bakker & Parker (1979) en estudios con aves. Se han considerado como representativos los ejemplares adultos, que han alcanzado la madurez sexual. No han sido considerados en este estudio los casos de coloración dimórfica en juveniles, y en casos de dimorfismo sexual se han tomado datos de machos adultos. Para aquellas especies con subespecies que presentan diferencias de coloración (ej. *Alcelaphus buselaphus*) se han tomado datos del patrón más común (compartido por mayor número de subespecies, o presente en la subespecie más extendida). Se dividió el cuerpo de un rumiante tipo en 26 regiones (Fig. 1) y se procedió a la codificación del color de dichas regiones atendiendo a las siguientes categorías: 0) blanco; 1) claro; 2) neutro; 3) oscuro; 4) negro y 5) coloración contrastada. Se entiende por “neutro” un patrón uniforme en algún tono de base (comúnmente gris o pardo),

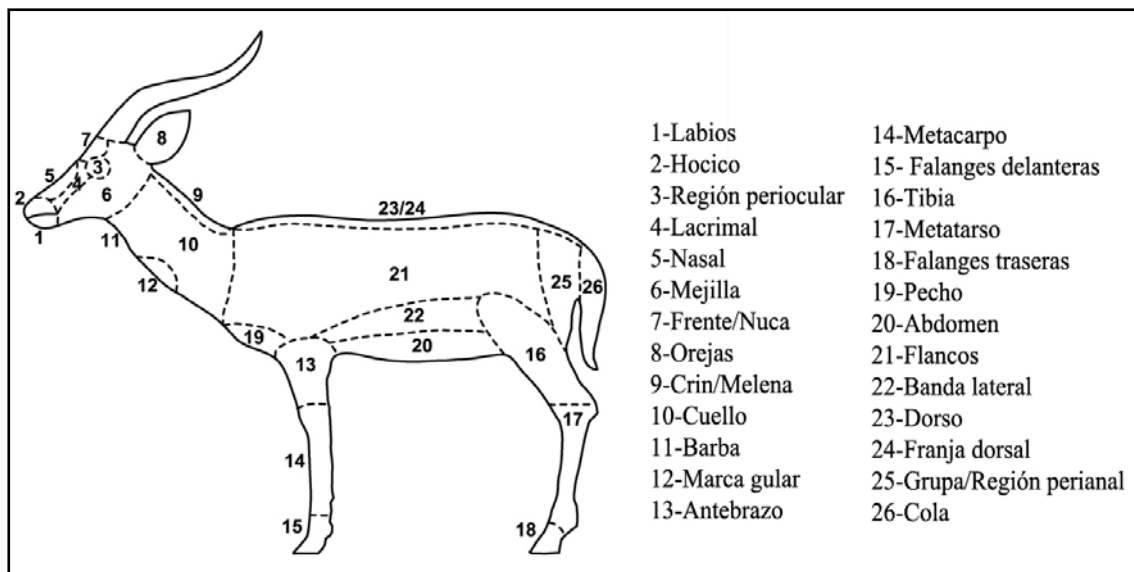


Figura 1. Sectorización del cuerpo de un rumiante tipo utilizada en este trabajo.

y por “coloración contrastada” un patrón que presente blanco y negro combinados. Se estableció la región “flanco” como base para codificar el resto de regiones respecto a ella, permitiendo así representar animales relativamente problemáticos como aquellos que son completamente blancos (ej. *Oreamnos americanus*) o mayoritariamente negros (ej. *Hippotragus niger*), sin perder información. Para visualizar los patrones de coloración se elaboraron representaciones idealizadas de cada especie mediante vistas de perfil. (Fig. 2).

Para la reconstrucción filogenética de los caracteres de coloración empleamos el método de máxima probabilidad descrito por Pagel (1999), en el que el estado del carácter en cada nodo se calcula usando tasas de cambio obtenidas de los datos disponibles para los extremos de la filogenia (especies actuales en nuestro caso). Las reconstrucciones de los estados de cada carácter se realizaron de modo que 1) la probabilidad de cambio en un punto sólo depende del estado

del carácter en ese punto, 2) las transiciones en una rama son independientes de los cambios en cualquier otra parte del árbol y 3) la tasa de cambio es constante a lo largo del tiempo y la filogenia (Schluter *et al.*, 1997). Consideramos, con un 95% de confianza, que un estado de un carácter es estadísticamente predominante en un nodo cuando su probabilidad está en relación 7,4:1 o mayor respecto a las probabilidades del resto de estados (Schluter *et al.*, 1997). La propuesta filogenética sobre la que se realizó la reconstrucción está tomada del árbol de consenso estricto del *supertree* compuesto de rumiantes publicado por Hernández Fernández & Vrba (2005). Para la realización de los análisis filogenéticos hemos empleado el software Mesquite 2.5. (Maddison & Maddison, 2007), con el que se obtuvieron las probabilidades de coloración de las categorías estudiadas para los tres nodos identificados como más próximos a *Tethytragus* o bien a un ancestro hipotético suyo (Fig. 3).

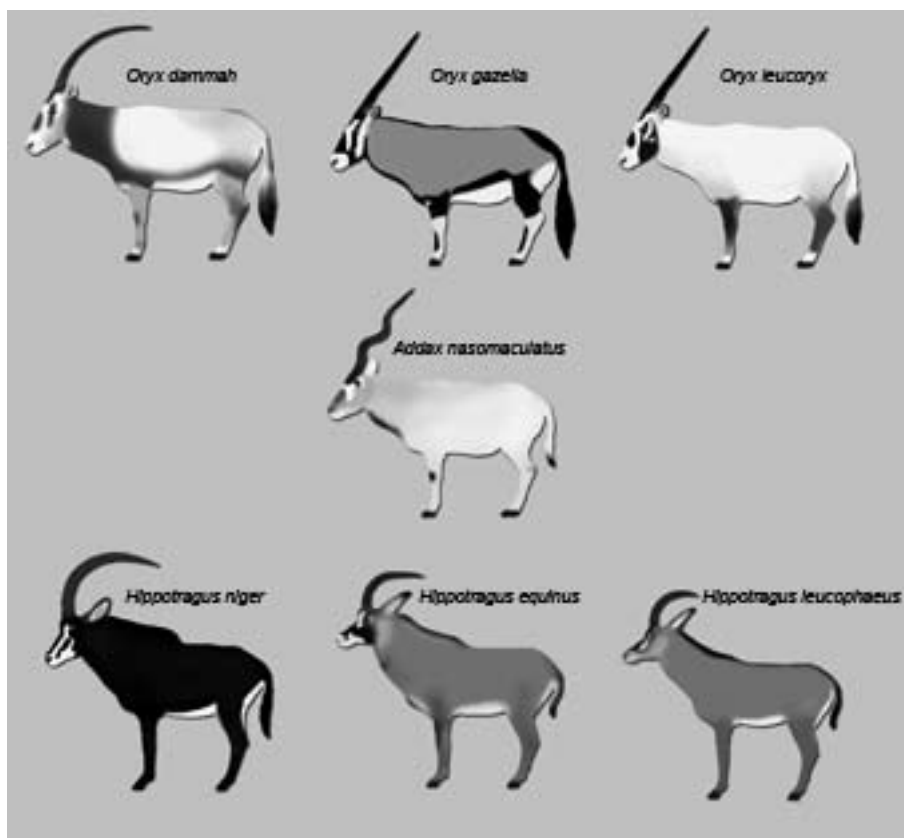


Figura 2. Idealizaciones del patrón de coloración en los integrantes actuales de la subfamilia Hippotraginae.

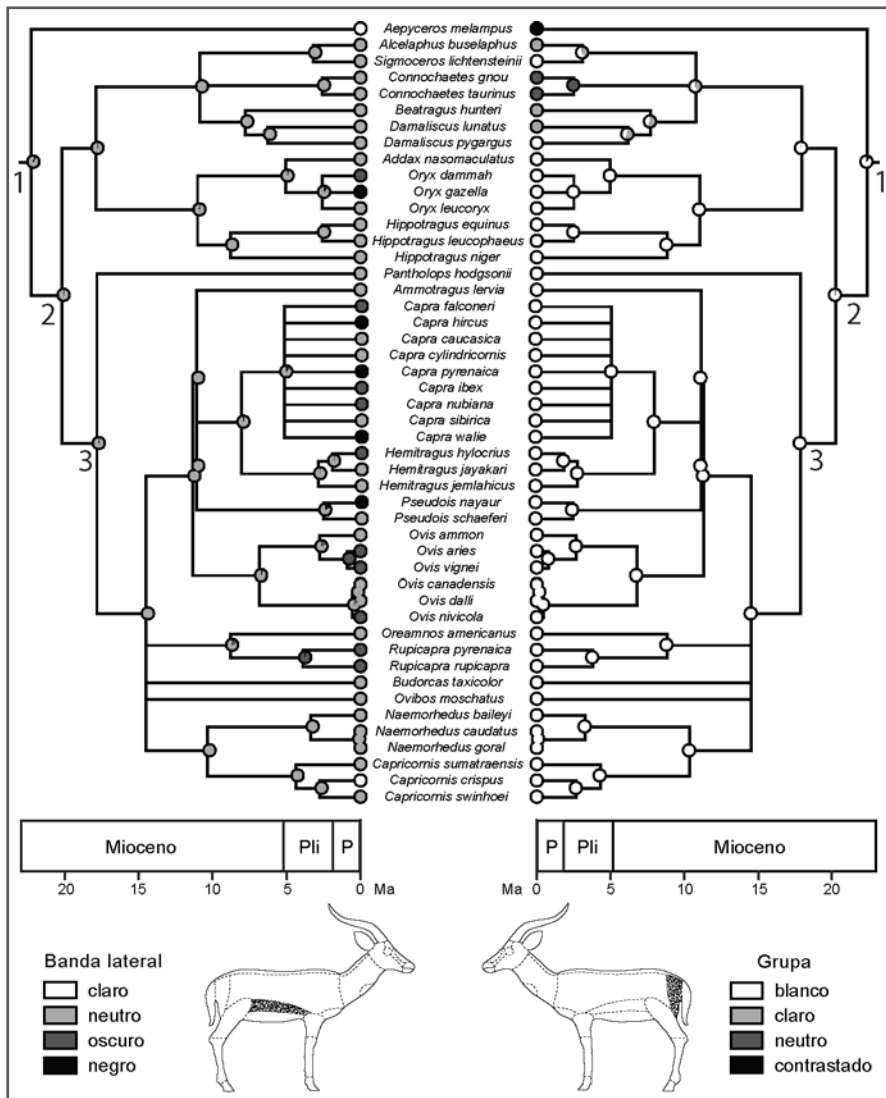


Figura 3. Propuesta filogenética empleada en este trabajo (basada en Hernández Fernández & Vrba, 2005) con los valores para los caracteres “banda lateral” y “grupa” en cada especie actual y la reconstrucción de sus valores ancestrales en todos los nodos de la filogenia. Los círculos en cada nodo representan las probabilidades de cada estado del carácter. Se señalan los nodos más cercanos a la posición de *Tethytragus* (nodos 1, 2 y 3).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las opciones de coloración con mayor probabilidad en cada carácter para los nodos estudiados (Tabla 1) indican que en doce caracteres, una de las categorías analizadas muestra claras diferencias significativas respecto al resto y ha sido elegida como única opción en nuestra reconstrucción. En el resto, las diferencias de probabilidad entre categorías no son significativas y permiten diversas interpretaciones en el patrón de coloración.

La representación esquemática de los

patrones que pueden extraerse a partir de los resultados obtenidos muestra que en los tres nodos el patrón general de coloración de *Tethytragus* está bastante definido salvo en extremidades y pecho donde las categorías presentaron tendencia hacia la equiprobabilidad (Fig. 4). En estos casos la decisión sobre la coloración concreta de estas regiones corporales fue tomada por inferencia a partir de los datos de especies actuales, tomando el patrón más común entre aquellas especies que habitan entornos similares. Dado que *Tethytragus* estaría próximo a los tres nodos antes mencionados, proponemos estos

N	Carácter	Nodo1				Nodo2				Nodo3			
		1ª		2ª		1ª		2ª		1ª		2ª	
		prob,+alta		prob,+alta		prob,+alta		prob,+alta		prob,+alta		prob,+alta	
1	Labios	bl	0,905	nu	0,031	bl	0,957	nu	0,023	bl	0,978	nu	0,010
2	Hocico	nu	0,285	bl	0,221	nu	0,292	bl	0,245	nu	0,313	os	0,252
3	Región periocular	nu	0,653	cl	0,095	nu	0,787	cl	0,081	nu	0,800	cl	0,110
4	Lacrimar	nu	0,760	bl	0,068	nu	0,865	bl	0,058	nu	0,896	bl	0,032
5	Nasal	os	0,264	ng	0,198	os	0,295	nu	0,199	os	0,351	nu	0,185
6	Mejilla	nu	0,615	cl	0,146	nu	0,736	cl	0,109	nu	0,796	cl	0,095
7	Frente/nuca	nu	0,230	os	0,203	nu	0,247	os	0,209	nu	0,287	os	0,186
8	Orejas	cl	0,583	nu	0,214	cl	0,681	nu	0,225	cl	0,557	nu	0,364
9	Crin/melena	au	1,000	au	-	au	1,000	au	-	au	1,000	au	-
10	Cuello	nu	0,961	cl	0,014	nu	0,993	cl	0,004	nu	0,986	cl	0,009
11	Barba	au	1,000	au	-	au	1,000	au	-	au	1,000	au	-
12	Marca gular	nu	0,800	b	0,082	nu	0,951	bl	0,026	nu	0,954	bl	0,028
13	Antebrazo	*	0,167	*	0,167	*	0,167	*	0,167	*	0,167	*	0,167
14	Metacarpo	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200
15	Falanges delanteras	nu	0,208	co	0,204	nu	0,214	co	0,208	co	0,225	os	0,206
16	Tibia	nu	0,785	co	0,057	nu	0,871	co	0,043	nu	0,893	co	0,043
17	Metatarso	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200
18	Falanges traseras	nu	0,214	co	0,211	nu	0,225	co	0,219	co	0,238	nu	0,220
19	Pecho	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200	*	0,200
20	Abdomen	bl	0,357	nu	0,241	bl	0,383	nu	0,243	bl	0,350	nu	0,292
21	Flancos	nu	0,930	os	0,019	nu	0,982	os	0,006	nu	0,983	os	0,010
22	Banda lateral	nu	0,843	cl	0,076	nu	0,979	cl	0,010	nu	0,988	cl	0,005
23	Dorso	nu	0,988	os	0,003	nu	0,999	os	0,000	nu	0,999	cl	0,000
24	Franja dorsal	nu	0,928	os	0,041	nu	0,960	os	0,033	nu	0,900	os	0,089
25	Grupa	bl	0,895	co	0,081	bl	0,991	cl	0,005	bl	0,999	cl	0,000
26	Cola	co	0,386	ng	0,181	co	0,394	ng	0,195	ng	0,285	co	0,241

Tabla 1. Categorías con las dos mayores probabilidades de aparición en cada uno de los tres nodos seleccionados como representativos de la posición de *Tethytragus* en la filogenia considerada en este trabajo. En negrita se indican aquellos estados con una probabilidad de aparición altamente significativa. *, igual probabilidad para todas las categorías; au, carácter ausente en el nodo elegido; bl, blanco; cl, claro; nu, neutro; os, oscuro; ng, negro; co, coloración contrastada. N, números como en Fig. 1.

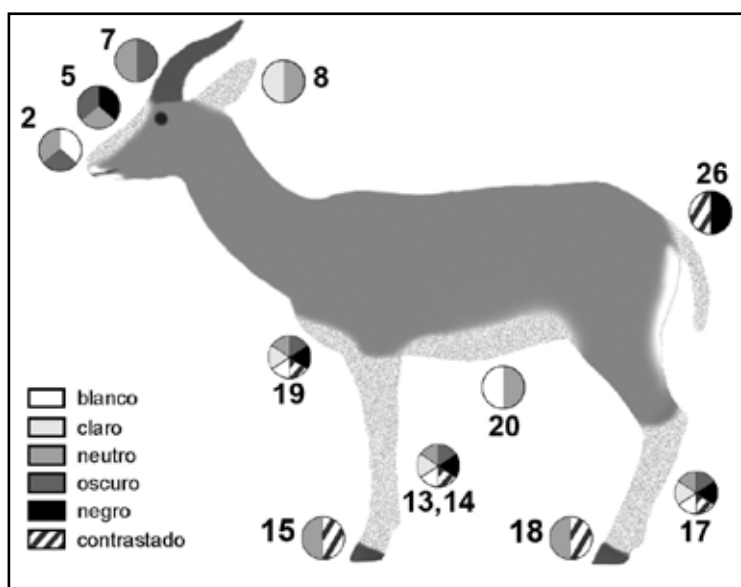


Figura 4. Representación esquemática que muestra las áreas con coloración determinada sin ambigüedad por los resultados estadísticos (consistentes para los tres nodos) y aquellas con resultados ambiguos (áreas punteadas). Los círculos muestran las diferentes posibilidades de coloración obtenidas para estos caracteres ambiguos tras los análisis (ver Tabla I). Números como en Fig. 1 y Tabla I.

resultados como modelos de coloración probables para dicho animal (Fig. 5).

Resulta llamativo que para los tres nodos elegidos, el resultado sea muy similar, especialmente entre los nodos 1 y 2. Si bien las probabilidades de las categorías no presentan diferencias significativas, el nodo 3 difiere ligeramente en ambas falanges y la cola que pasan de una mayor probabilidad de color neutro, a color contrastado, en las primeras, y de color contrastado a negro en la última (Tabla I).

La coloración de la región facial es bastante constante para los tres modelos, siendo destacable que para los labios se infiere un color blanco, con

una probabilidad significativamente elevada (Tabla I). Los resultados no apoyan la presencia de barba y/o crin. El cuerpo presenta una probabilidad significativa de haber mostrado coloraciones neutras, con tonos pardos, aunque tampoco puedan descartarse tonos grisáceos. No se ha obtenido apoyo para la presencia de banda lateral o franja dorsal. La grupa y la región perianal también se mantienen bastante constantes, conformando un patrón distintivo “grupa blanca”, presente en la mayoría de las especies actuales estudiadas (ver Figura 3).

La posesión de un abdomen blanco presenta la probabilidad más alta, si bien no es estadísticamente

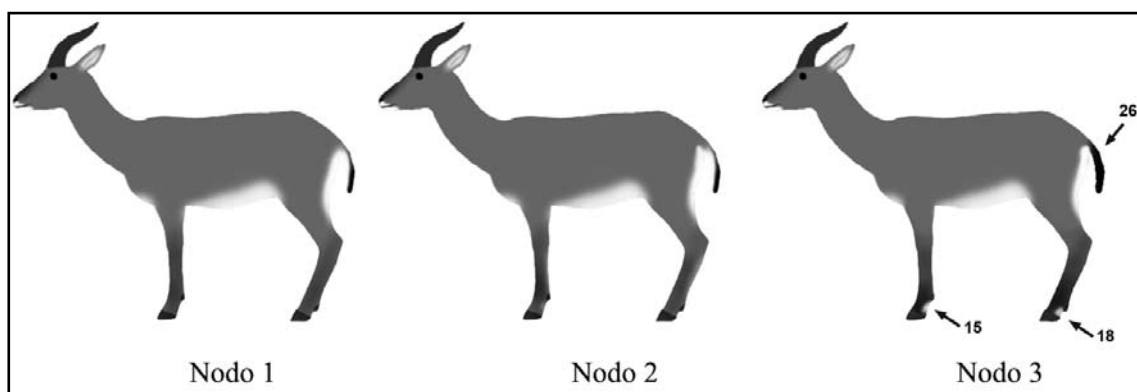


Figura 5. Representación idealizada del aspecto resultante de *Tethytragus* en cada uno de los nodos analizados. Las flechas señalan las diferencias que han aparecido en la reconstrucción referente al nodo 3. Números como en Fig. 1 y Tabla I.

significativa. Las extremidades presentan pautas de coloración muy variables en las especies actuales, y todas las categorías presentan aproximadamente la misma probabilidad de aparecer en el ancestro, habiéndonos decantado por una pauta neutra-oscuro por comparación con los representantes actuales dado que este es el patrón más abundante en la actualidad. Hay que notar que la cola aparece como “contrastada” o “negra” y a pesar de que no hay diferencias significativas entre estas dos categorías (Tabla 1), sí que las hay con las categorías “claro” y “blanco”, por lo que la cola del modelo hipotético era muy probablemente de color oscuro, en mayor o menor grado.

Los resultados podrían haber sido menos ambiguos para determinados patrones si la metodología de reconstrucción, aparte de incluir información sobre las relaciones filogenéticas de los taxones, permitiera incluir los factores ecológicos y/o etológicos a modo de covariable, ya que, como se ha dicho, tanto unos como otros pueden influir en la coloración.

Tethytragus habitaba ambientes muy diferenciados dependiendo de las condiciones en cada yacimiento donde se ha encontrado, desde bosques subtropicales húmedos hasta terrenos abiertos semiáridos (Köhler, 1993; Hernández Fernández et al., 2003). Por ello la interpretación de las partes corporales que han ofrecido resultados ambiguos sobre su coloración puede ser variable para diferentes yacimientos, de igual manera que en taxones actuales como por ejemplo el antílope jeroglífico (*Tragelaphus scriptus*), cuyas poblaciones habitan ambientes muy diversos y presentan coloraciones diferentes (Moodley & Bruford, 2007).

Por poner un ejemplo de ambiente habitado por *Tethytragus* podemos centrarnos en el yacimiento de Somosaguas, para el que se ha interpretado un clima tropical semiárido con estaciones húmeda y seca marcadas (Hernández Fernández et al., 2006; Carrasco et al., 2008; Domingo et al., 2009; Perales et al., 2009) y un entorno de vegetación mixta dominada por zonas abiertas de tipo sabana con bosquetes asociados a masas de agua (López Martínez et al., 2000; Hernández Fernández et al., 2003). Si observamos los datos recopilados para las especies actuales que habitan entornos semejantes, parece haber cierta relación entre algunas pautas

cromáticas (ej. el contrasombreado, marcas faciales, marcas en las extremidades, etc.) y ambientes abiertos (Stoner et al., 2003b). Por otro lado, la tendencia al gregarismo y la defensa contra los depredadores también parecen favorecer la aparición de ciertas marcas con función comunicativa.

Por último, cabe mencionar que una ampliación de la metodología utilizada que abarque un mayor número de subfamilias de bóvidos, es decir, incluyendo aquellas externas al clado analizado en este trabajo, como sugiere Witmer (1995), podría contribuir a una mayor certidumbre en los resultados en las áreas corporales que han sido descritas como de coloración ambigua.

CONCLUSIONES

Este trabajo muestra cómo puede integrarse la información filogenética conocida para taxones actuales en el proceso de reconstrucción de la posible apariencia en vida de un taxón extinto, siendo la primera vez que se emplea el uso del método de máxima probabilidad para inferir patrones de coloración en rumiantes extintos.

Con todo lo expuesto, podemos plantear una reconstrucción tentativa de *Tethytragus* que lo muestra como un antílope de coloración relativamente neutra (quizá con tonos pardos), patas más oscuras que el cuerpo, abdomen blanco, región perianal blanca y cola negra o blanquinegra. Las marcas faciales no serían tampoco demasiado llamativas, presentando labios blancos aunque posiblemente con una región nasal oscura.

No obstante, debemos mostrarnos cautelosos al intentar reconstruir la coloración de un animal extinto. La posición basal de un taxón no garantiza en absoluto que su aspecto se parezca al de un hipotético ancestro común. Las pretensiones de este trabajo no son otras que mostrar una nueva aproximación metodológica que pueda ser útil en trabajos de paleorreconstrucción artística.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Oscar Sanisidro (MNCN, CSIC) y Ángel Páramo (UCM) las sugerencias aportadas en torno a la codificación de los caracteres de coloración, y a Lucía Regalado (UCM) por sus comentarios durante la realización del manuscrito. Los revisores Mauricio Antón y

Victoria Quiralte (MNCN, CSIC) han aportado numerosos comentarios que nos han permitido mejorar sustancialmente el trabajo original. El proyecto CGL2006-01773/BTE del MEC ha contribuido a la financiación parcial de esta investigación. Este trabajo es una contribución, a través del Seminario de Introducción a la Investigación GeoPaleoBiológica de Somosaguas, de los Grupos de Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por Marián Álvarez Sierra, y 910161 sobre Registro Geológico de Periodos Críticos: Factores Paleoclimáticos y Paleoambientales, dirigido por Nieves López Martínez. M.H.F. disfruta de un contrato UCM del programa Ramón y Cajal del MEC. J.L.C. y G.M.A. disfrutan de contratos como personal investigador en formación de los programas FPU y FPI del MEC respectivamente.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Azanza, B. & Morales, J. (1994) - *Tethytragus* nov. gen. et *Gentrytragus* nov. gen. Deux nouveaux Bovidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen. Relations phylogénétiques des Bovidés ante-vallésiens. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **97**: 249-282.
- Bakker R.R. & Parker G.A. (1979) - The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **287**: 63-130.
- Badiola, A., Astibia, H., Morales, J., Soria, D., Murelaga, X. & Pereda-Suberbiola, X. (2001) - Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Estudios Geológicos*, **57**: 71-88.
- Bibi, F. & Güleç, E. (2008) - Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) from the late Miocene of Sivas, Turkey. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**: 501-519.
- Caro, T. (2005) - The adaptive significance of coloration in mammals. *Bioscience*, **55**(2): 125-136.
- Caro, T.M., Graham, C.M., Stoner, C.J. & Vargas, J.K. (2004) - Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour*, **67**: 205-228.
- Carrasco, A., Sacristán, S., Benítez-López, G., Romero-Nieto, D., Fesharaki, O. & López Martínez, N. (2008) - Aplicaciones paleoclimáticas y paleoambientales de los estudios mineralógicos al yacimiento de vertebrados miocenos de Somosaguas. *Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **8**: 135-149.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1999) - Multiple Factors in the Evolution of Animal Coloration. *Naturwissenschaften*, **86**: 123-132.
- Dalerum, F. (2007) Phylogenetic reconstruction of carnivore social organization. *Journal of Zoology*, **273**: 90-97.
- Domingo, L., Cuevas-González, J., Grimes, S. T., Hernández Fernández, M. & López-Martínez, N. (2009) - Multiproxy reconstruction of the palaeoclimate and palaeoenvironment of the Middle Miocene Somosaguas site (Madrid, Spain) using herbivore dental enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **272**: 53-68.
- Gentry, A.W. (2000) - Caprinae and Hippotragini (Bovidae, Mammalia) in the Upper Miocene, in Vrba, E.S. & Schaller, G. (Eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives*. Yale University Press, New Haven, 65-83 pp.
- Gentry, A.W. (2003) - Ruminantia (Artiodactyla), in Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S. & Bernor R. L. (Eds.), *Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*. Columbia University Press, New York, 332-379 pp.
- Geraads D. (2003) - Ruminants, other than Giraffidae from the middle Miocene hominoid locality of Çandır (Turkey). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **240**: 181-199.
- Geraads, D., Güleç, E. & Saraç, G. (1995) - Middle Miocene ruminants from İnönü, central Turkey. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **8**: 462-474.
- Grubb, P. (1993) - Order Artiodactyla, in Wilson D.E. & Reeder D.M. (Eds.) *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (2nd ed), Smithsonian Institution Press, 377-414 pp.
- Grubb, P. (2001) - Review of family-group names of living bovids. *Journal of Mammalogy*, **82**: 374-388.
- Hernández Fernández, M., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. & Morales, J. (2003) - Paleoeología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de la faunas de macromamíferos. *Coloquios de Paleontología, Volumen Extraordinario*, **1**: 253-280.
- Hernández Fernández, M., & Vrba, E. S. (2005) - A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Review*, **80**: 269-302.
- Hernández Fernández, M., Cárdena, J.A., Cuevas-González, J., Fesharaki, O., Salesa, M.J., Corrales, B., Domingo, L., Élez, J., López Guerrero, P., Sala-Burgos, N., Morales, J. & López Martínez, N. (2006) - Los yacimientos de vertebrados del Mioceno Medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. *Estudios Geológicos*, **62**: 263-294.
- Kaya, T.; Tuna, V. & Geraads, D. (2001) A new late Orlanian/early Astaracian Mammalian fauna from Kultak (Milas-Mufgla), southwestern Turkey. *Geobios*, **34**: 673-680.
- Köhler, M. (1993) - Skeleton and habitat of recent and fossil ruminants. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **25**: 1-88.
- Lai, Y.-C., Shiroishi, T., Moriwaki, K., Motokawa, M. & Yu, H.-T. (2008) - Variation of coat color in house mice throughout Asia. *Journal of Zoology*, **274**: 270-276.
- López-Martínez, N., Élez Villar, J., Hernando Hernando, J.M., Luis Cavia, A., Mazo, A., Mínguez Gandú, D., Morales, J., Polonio Martín, I., Salesa, M.J. & Sánchez, I.M. (2000) - Los fósiles de vertebrados de Somosaguas (Pozuelo, Madrid). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 71-85.

Maddison, W.P. & Maddison D.R. (1989) - Interactive analysis of phylogeny and charcter evolution using the computer program MacClade. *Folia Primatologica*, **53**: 190-202.

Maddison, W.P. & Maddison D.R. (2007) - Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.0 <http://mesquiteproject.org>.

Mank, J.E. & Avise, J.C. (2006) - The evolution of reproductive genomic diversity in ray-finned fishes: insights from phylogeny and comparative analysis. *Journal of Fish Biology*, **69**: 1-27.

Moodley, Y. & Bruford, M.W. (2007) - Molecular Biogeography: Towards an Integrated Framework for Conserving Pan-African Biodiversity. *PLoS ONE*, **2**(5): e454. doi:10.1371/journal.pone.0000454.

Mooers, A.Ø. & Schluter, D. (1999) - Reconstructing ancestor states with maximum likelihood: support for one- and two-rate models. *Systematic Biology*, **48**: 623-633.

Ortolani, A. (1999) - Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns in carnivores using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**: 433-476.

Pagel, M. (1994) - Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London*, **255**: 37-45.

Pagel, M. (1997) - Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta*, **26**: 331-348.

Pagel, M. (1999) - The Maximun Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies. *Systematic Biology*, **48**: 612-622.

Perales, R., Serrano, H., García Yelo, B.A. & Hernández Fernández, M. (2009) - Inferencias paleoambientales del Mioceno Medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid) basadas en la estructura de tamaños corporales de su fauna de mamíferos. *Paleolusitana*, **1** (en este volumen)

Sánchez, I.M. (2000) - Rumiantes (Mammalia, Artiodactyla) del yacimiento de Somosaguas (Aragoniense medio, Madrid, España). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 223-234.

Schluter, D., Price, T., Mooers, A.O. & Ludwig, D. (1997) - Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, **51**: 1699-1711.

Sillen-Tullberg, B. (1988) - Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution*, **42**: 293-305.

Stoner, C.J., Bininda-Emonds, O.R.P. & Caro, T. (2003a) - The adaptive significance of coloration in lagomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**: 309-328.

Stoner, C.J., Caro, T.M. & Graham, C.M. (2003b) - Ecological and behavioural correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses. *Behavioral Ecology*, **14**: 823-840.

-Witmer, L. M. (1995) - The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils, in Thomason, J. (Ed.) *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, 19-33 pp.